Sur l'appareil respiratoire des Cétacés,

par M. H. Neuville.

III [1].

Dans deux notes précédentes, j'ai décrit divers caractères de l'appareil respiratoire des Cétacés. Je me propose de donner ici quelques nouveaux détails sur ce même sujet.

Il a été avancé par Hunter (1787), et il est constamment répété depuis, que les «cellules pulmonaires» des Cétacés, c'est-à-dire leurs alvéoles respiratoires, sont fort petites. L'aspect de compacité que présente, à première vue, une section de poumon de Cétacé, donne en effet une telle impression, sur laquelle sont généralement restés les auteurs même récents.

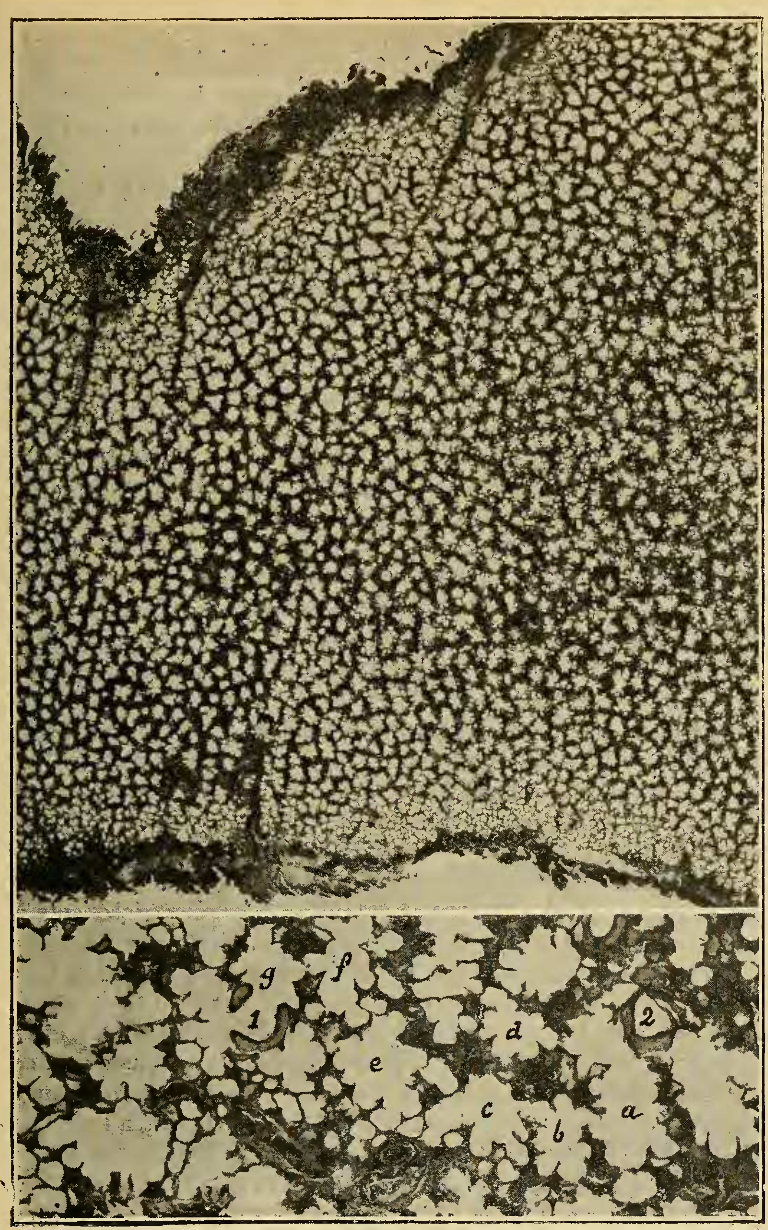
La mensuration précise des alvéoles pulmonaires, dont la facilité de dilatation et de rétraction est une propriété caractéristique, présente divers aléas : le mode de préparation, notamment, peut avoir une influence considérable sur les dimensions de ces alvéoles. F. E. Schulze (1906) attribue environ 150 μ à ceux du *Phocaena phocaena,* contre 400 μ à ceux du *Bradypus,* 200 μ à ceux de l'Homme, 100 μ à ceux du Chat, et 25 μ à ceux du *Sorex minutus.* D'après ces données comparatives, les alvéoles pulmonaires des Cétacés, tout au moins du Marsouin, seraient de dimensions plutôt moyennes que très petites. Avant de conclure catégoriquement, remémorons-nous que chez l'Homme, si fréquemment étudié à cet égard, la variabilité non seulement de sujet à sujet, mais dans un même sujet, des alvéoles pulmonaires est considérable. Rossignol (1846), qui, suivant une technique innovée par lui, préparait les poumons par insufflation et dessiccation après injection des vaisseaux sanguins, en a suivi les variations dans diverses espèces et à divers âges; il leur a trouvé des moyennes extrêmes de 0 millim. 05 chez l'enfant nouveau-né à 0 millim. 340 chez le vieillard, et de 0 millim. 10 chez le Chien à 0 millim. 25 chez le Veau. Kölliker (1852) leur a reconnu, à l'état de non-insufflation, de 1/3 à 1/9 de millimètre chez l'Homme. Millian (*in* Cornil et Ranvier, 1912) leur attribue enfin, dans cette dernière espèce, de 100 à 200 μ, avec des parois d'à peine 15 μ.

[1] Voir les deux premières parties dans ce *Bulletin,* 1921, n°s 3 et 6.

Pour avoir une idée exacte du volume des alvéoles pulmonaires, il est indispensable d'examiner de larges coupes, faites en diverses régions des poumons. La figure ci-jointe représente, dans sa partie supérieure, une telle coupe, prise dans le poumon d'un *Delphinus delphis* capturé dans un filet, et mort dans les conditions où meurent habituellement les Cétacés hors de l'eau; cette coupe a été faite aussi parallèlement que possible à la surface de l'organe; elle est limitée, en haut et en bas, par la plèvre. Il me paraîtrait hasardeux, en raison des différences de dimensions qu'y présentent les alvéoles, de chercher à leur assigner des dimensions moyennes. On y voit notamment une grande différence entre les alvéoles profonds et les alvéoles périphériques, à la fois quant au volume et quant à l'épaisseur des parois. A la périphérie, les alvéoles sont plus petits et leurs parois sont minces; mais, à quelques millimètres au-dessous de la plèvre, les alvéoles s'agrandissent et leurs parois deviennent extrêmement fortes; c'est même cette dernière particularité qui frappe tout d'abord sur une coupe de poumon de Cétacé.

Cet épaississement des parois alvéolaires est irrégulier, et il n'existe aucune marque nette de lobulation. On sait que les contours lobulaires ne sont pas toujours faciles à mettre en évidence dans les poumons des Mammifères : ici il est impossible d'en déterminer avec précision. F. E. Schulze (1908) les a vainement cherchés dans le poumon du *Phocaena phocaena*. Chez le *Delphinus delphis*, je n'ai pu retrouver non plus de lobules définis, mais j'ai vu des traces de lobulation à la périphérie de l'organe. C'est ainsi que, dans la partie supérieure de la figure ci-jointe, on voit des septa émaner de la membrane pleurale et s'enfoncer à quelque distance dans le parenchyme; ces septa me paraissent représenter des restes de parois lobulaires. Il est bien connu que chez l'Homme, par exemple, le tisssu conjonctif interlobulaire se raréfie avec les progrès de l'âge, de telle manière que la séparation des lobules devient de plus en plus difficile; c'est probablement à un phénomène de ce genre, mais beaucoup plus précoce et surtout plus accentué, que l'on assiste chez les Cétacés.

Il est admis, également depuis Hunter, que des communications directes existent entre les alvéoles dans le poumon des Cétacés. Cette assertion est basée non pas sur des observations anatomiques, mais sur ce que, chez certains de ces Mammifères au moins, il est possible d'insuffler la totalité du poumon par une petite bronche, en soufflant vers la périphérie. Nombreux sont les observateurs qui ont mentionné et discuté ce fait. Meckel l'a vérifié sur le Marsouin et a trouvé que la bronche impaire est celle qui se prête le mieux à cette expérience. Otto Müller (1898), qui a étudié cette même particularité sur le même animal (*Phocaena phocaena*), ne l'a pas retrouvée sur le fœtus de cette espèce, et attribue son existence, chez l'adulte, à la perforation des parois alvéolaires par un Nématode (*Pseudalius inflexus* Duj.); la présence de ce parasite lui semble régulière dans les



CINTRACT, phot.

Delphinus delphis. Coupes du parenchyme pulmonaire.

Partie supérieure de la figure : Coupe aussi parallèle que possible à la surface de l'organe; la plèvre limite cette coupe en haut et en bas; remarquer les travées qui en émanent et trahissent des restes de lobulation. × 5.

Partie inférieure : Coupe perpendiculaire à la surface, près de celle-ci; *1*, *2*, bronchioles; les groupes alvéolaires *a*, *b*, *c*, *d*, d'une part, et *g* et *f* d'autre part, montrent des communications interalvéolaires. × 25.

poumons du Marsouin adulte, et il suppose que la particularité en question, dans celle des autres espèces où elle se rencontre, est due à la même cause. Jackson n'a pu réussir l'expérience de Hunter sur les poumons du Cachalot, ni sur ceux du Globiceps. Wymann et Jackson la réussirent sur le Beluga. Watson et Young (1880) n'ont cependant pu vérifier le fait sur cette dernière espèce, et il semble que Struthers (1896) y ait également échoué.

J'en ai repris l'étude, au point de vue anatomique, sur des poumons de Dauphins communs. Je n'aurais pas considéré l'emploi d'injections comme suffisamment rigoureux à ce sujet, bien que d'autres auteurs, même très récents, aient eu recours à ce procédé, qui, j'ai pu m'en assurer sur des animaux variés, entraîne fréquemment des ruptures de parenchyme en ses points de moindre résistance. C'est à la méthode des coupes histologiques que je me suis arrêté. De cette manière, j'ai vu, mais rarement, des groupes d'alvéoles communiquer entre eux; je dis des groupes d'*alvéoles*, car il est pratiquement impossible, je le répète, de délimiter ici des *lobules*. L'examen le plus attentif de la coupe représentée à la partie supérieure de la figure ci-jointe ne laisse déceler aucune solution de continuité interalvéolaire; cette coupe, il est vrai, est épaisse, et l'on pourrait objecter que des orifices existent peut-être dans son épaisseur. Mais son étendue réelle, bien plus grande que le champ de la figure, et la multiplicité des coupes de ce genre que j'ai pratiquées, ne me semblent pas laisser de doute : dans la profondeur du parenchyme, non seulement les Dauphins adultes ne m'ont pas présenté de communications interalvéolaires, mais leurs groupes d'alvéoles étaient toujours séparés par des cloisons continues et généralement très fortes.

Par contre, la coupe représentée à la partie inférieure de la même figure, coupe mince, prélevée dans la couche d'alvéoles périphériques à faibles parois, et vue à un plus fort grossissement, montre des communications parfaitement nettes entre les cavités *a*, *b*, *c*, *d*, d'une part, *g* et *f*, d'autre part; ces deux groupes d'alvéoles sont desservis, celui-ci par la bronchiole *1*, celui-là par la bronchiole *2*: la cavité *e*, intermédiaire à ces deux groupes, ne présente pas, au moins dans le plan de cette coupe, de communication avec l'un ou l'autre; mais la faiblesse de ses parois permet de supposer qu'une assez forte insufflation, et à plus forte raison l'injection d'une masse pesante, aurait pu ouvrir un passage, à travers cette cavité, entre le territoire de la bronchiole *1* et celui de la bronchiole *2*. Je ne crois pas que l'on puisse attribuer ici à des parasites la perforation des cloisons interalvéolaires : je n'ai, en tout cas, trouvé aucune trace de Nématode dans le poumon qui a fourni les coupes représentées ci-contre.

De telles communications sont-elles naturelles ou artificielles? Je crois qu'il en est de naturelles, comme celles de la figure ci-jointe. Mais je crois aussi que l'insufflation, et surtout l'injection, en créent d'artificielles.

comme celles qui se seraient probablement produites à travers la cavité e sous l'effet de quelque pression. Il convient de remarquer que l'expérience de Hunter ne paraît réussir que si l'on prend certaines précautions, dont notamment la ligature de la trachée-artère; une certaine pression est donc nécessaire, et cela peut expliquer la divergence des résultats obtenus par divers auteurs.

Me basant sur les faits mis en évidence par la coupe représentée ci-contre, je considère que, chez le Dauphin, les communications interalvéolaires n'existent probablement que dans les alvéoles sous-pleuraux: cela rappelle l'opinion jadis émise par Mayer (1835), qui, rappelant les constatations de Hunter et de Meckel, et paraissant croire à des communications non pas d'alvéoles à alvéoles, mais de bronches à bronches, leur attribuait comme siège, chez le Dauphin (?), la partie superficielle du poumon. En tout cas, à ne s'en tenir qu'à ces faits, il est facile de comprendre que l'insufflation par une petite bronche puisse d'abord remplir quelques alvéoles sous-pleuraux, s'étendre de proche en proche dans les alvéoles voisins, soit directement, soit par l'intermédiaire des ramifications bronchiques, puis, refluant par celles-ci de la périphérie vers le hile, tout comme l'air naturellement expiré, arriver, la trachée étant liée, à gonfler la totalité du poumon.

Je viens de mentionner, en passant, l'opinion d'après laquelle les ramifications bronchiques, et non les alvéoles mêmes, seraient, dans les faits dont il s'agit, les voies de passage de l'air insufflé. L'auteur cité (Mayer) a été extrêmement bref quant à ce détail, qu'il énonce en une ligne. Bazin (1837) n'a pas reconnu l'existence de communications de bronchioles à bronchioles. Mes préparations ne m'en ont pas montré; mais il ne faut pas se dissimuler combien l'absence de lobulation apparente rend difficile l'interprétation des rapports exacts que les bronchioles peuvent avoir entre elles.

Il doit être bien noté que l'existence, chez les Cétacés, de quelques communications interalvéolaires n'est pas un fait qui leur soit aussi foncièrement propre qu'on paraît l'admettre. A ne considérer que le poumon humain, remémorons-nous qu'Adriani en a décrit dès 1847, et que ce sujet comporte depuis toute une bibliographie. Parmi les auteurs récents, Renaut (1897) en a mentionné sur le poumon d'un supplicié et mentionne aussi leur élargissement dans l'emphysème chronique. Letulle (même date) en a affirmé la fréquence sur les poumons paraissant les plus normaux. Enfin plusieurs anatomistes anciens ou récents, de Rainey (1849) à Caradonna (1913), ont observé l'existence de ces pores interalvéolaires non plus seulement chez l'Homme, mais chez divers animaux, et en ont suivi la formation. Ces phénomènes de perforation sont donc loin d'être exceptionnels. Ils se présentent chez les Cétacés, avec une modalité et surtout une distribution que je crois particulières, et qui, dans certaines

espèces, sont probablement *fixées;* mais leur extension spécifique et leurs variations possibles nous restent inconnues. Ce qui me paraît donner à ces faits leur portée physiologique spéciale, traduite par l'expérience de Hunter, c'est l'absence de cloisons interlobulaires : c'est, je crois, cette particularité qui, mettant les alvéoles en contact direct les uns avec les autres, surtout à la périphérie du poumon où leurs parois sont minces, favorise la circulation d'air que manifeste cette expérience. Je rappellerai à ce sujet que, sur le fœtus de Marsouin, Müller n'a pas réussi l'insufflation totale par une petite bronche; peut-être cela est-il dû à ce que, suivant une loi banale, les cloisons interlobulaires seraient ici plus développées que chez l'adulte.

L'aspect particulier que donne aux préparations histologiques du poumon du Dauphin l'épaisseur des parois alvéolaires est encore accentué par la persistance des cartilages jusque dans les dernières ramifications bronchiques. La *résistance* qui, je l'écrivais précédemment, me paraît caractériser les poumons des Cétacés est expliquée anatomiquement par l'ensemble de ces détails.

L'arbre bronchique, ainsi pourvu d'éléments résistants jusque dans ses dernières branches, y est également pourvu de fibres élastiques et de fibres lisses, fondamentalement disposées comme elles le sont chez les autres Mammifères. Les muscles de Reisseisen forment ici des anneaux particulièrement forts. J'en donnerai comme exemple les mensurations suivantes, prises dans des points d'épaisseur maxima de ces anneaux. Sur une bronchiole présentant un diamètre de 590 μ, cartilages compris, ces cartilages ont une épaisseur d'environ 85 μ; la couche conjonctive, très variable, les doublant intérieurement, est épaisse de 85 à 150 μ; l'anneau musculaire atteint une épaisseur de 60 μ, et l'espace occupé par la lumière de la bronchiole et la muqueuse plissée qui la tapisse a un diamètre de 60 μ. Sur une bronchiole large de 930 μ, je trouve à l'anneau musculaire une épaisseur de 85 μ. Enfin, sur une petite bronchiole large d'environ 325 μ, à un niveau où il n'existe pas de cartilage, je relève les dimensions suivantes : couche externe, élastique, 25 μ; musculeuse, 100 μ; muqueuse, environ 25 μ; diamètre de la lumière, environ 25 μ. Ici comme ailleurs, les muscles de Reisseisen ont donc une tendance, plus ou moins nette, à devenir proportionnellement plus forts sur les plus petites bronchioles.

Les coupes longitudinales de celles-ci achèvent de renseigner sur ces dispositions. On y voit que la lumière de la bronchiole est réduite, au niveau des épaississements musculaires, au dixième environ de ce qu'elle est aux autres niveaux, et que, dans une bronchiole d'environ 475 μ de diamètre externe, ces épaississements mesurent, dans le sens longitudinal, environ 110 μ; vus dans ce sens, ils ont un aspect franchement valvulaire. Leur espacement est très variable; sur la coupe qui me fournit ces der-

niers exemples, les anneaux musculaires sont espacés de 135 à 270 μ. Toutes ces données numériques sont, je ne saurais trop y insister, d'une extrême variabilité : je ne les fournis qu'à titre d'exemples, qu'il serait facile de multiplier et qui, à travers leurs variations, prouvent la force particulière prise dans ces bronchioles par les formations musculaires.

Barbosa (1914) a décrit chez le Dauphin, sous le nom de «sphincters bronchiques», les dispositions que je viens de mentionner et qu'il considère comme nouvelles. Cela m'amène à rappeler que de telles dispositions, effectivement sphinctériennes, ne sont pas exceptionnelles; ce qu'il faut retenir ici, c'est seulement leur état de développement. Elles se retrouvent, mais à un degré moindre, jusque dans le poumon humain. «Quand l'incision de l'arbre aérien, écrit à leur sujet Letulle (1897), est parallèle à son axe, on découvre de chaque côté, en dehors d'un tissu sous-muqueux très élastique, une série successive d'îlots musculaires. Ces faisceaux contractiles sont *de vrais sphincters*. . . » Renaut (même date), qui a décrit en détail la distribution des muscles de Reisseisen du Bœuf, leur a reconnu une disposition non pas continue, mais également sphinctérienne. Leurs anneaux sont formés, écrit-il, d'une «série de croissants à extrémités chevauchant les unes sur les autres». Il précise ce détail en mentionnant que les extrémités des faisceaux musculaires «se recouvrent toujours dans le même sens, de façon à assurer, lorsque tous se contractent, un resserrement de la bronchiole par un véritable mouvement de torsion». Renaut considère la répartition en anneaux complets des muscles de Reisseisen du Bœuf comme caractérisant d'abord ce qu'il appelle, dans un sens strict, les bronches intralobulaires, et comme se retrouvant dans les bronches qui font suite à celles-ci en allant de la périphérie vers le centre.

La disposition sphinctérienne des muscles bronchiques est donc loin d'être exclusive aux Cétacés; elle y est seulement très accentuée, ce qui est vraisemblablement en rapport avec leur régime. Une telle disposition peut contribuer, pendant les plongées, à maintenir l'air emprisonné dans le poumon, où sa circulation doit pendant ce temps, au moins dans certaines espèces, être rendue possible par la présence des pores alvéolaires ci-dessus décrits; elle peut en outre, par le jeu successif de toute la série des sphincters bronchiques, rendre l'expiration plus facile et plus puissante.

La capacité d'expiration du poumon dispose donc de tous les éléments nécessaires à son exercice, sans qu'il y ait, je crois, à faire intervenir ici une élasticité vraiment particulière de l'organe. Il a été avancé que le caractère spécialement puissant de cette élasticité serait prouvé par l'expérience directe aussi bien que par l'examen histologique. Je ne vois pas quelle peut être cette expérience directe, qui, dans certain cas au moins, dut consister en un examen très superficiel, comme celui qui fit jadis comparer par Hunter le parenchyme pulmonaire des Cétacés à celui de la rate du Bœuf. L'ouverture du thorax d'un animal frais représente à ce sujet la

plus simple et la plus probante des expériences; or elle permet, je le répète, de constater une *résistance*, et non une *élasticité*, particulière. Quand à l'examen histologique, s'il met en évidence, dans le poumon de ceux des Cétacés que j'ai pu étudier, des fibres élastiques nombreuses, pas plus dans le parenchyme que dans la plèvre il ne m'a permis de déceler une richesse vraiment exceptionnelle, toutes comparaisons faites, en éléments de cette nature. A ce sujet comme aux précédents, il faut approfondir les comparaisons. On voit ainsi que de tels éléments sont toujours d'une extrême abondance dans les poumons. Je rappellerai que, dès 1884, Laloy, qui les a particulièrement étudiés non seulement dans les poumons des Mammifères, mais encore dans ceux des Oiseaux et des Batraciens, a trouvé que «toutes les parties constituantes des poumons présentent une part considérable de tissu élastique... les parois des vésicules aériennes en sont presque entièrement formées». Les Cétacés ne paraissent pas exagérer cette règle, difficilement exagérable.

Enfin, contrairement à ce qui fut en outre avancé, il ne saurait être attribué un rôle, dans le mécanisme de l'expiration, à l'élasticité de la peau, et encore moins «à la pression énorme de l'eau salée» : faut-il donc rappeler, à l'encontre de cette dernière assertion, que la respiration des Cétacés se fait en surface?

La résistance due à l'ensemble des dispositions anatomiques rappelées ci-dessus compense suffisamment l'élasticité inhérente au poumon pour que la pression atmosphérique ne puisse, à l'ouverture de la cage thoracique, provoquer un affaissement des poumons aussi accentué qu'il l'est, typiquement, chez les autres Mammifères, où cet affaissement ne représente d'ailleurs qu'un accident exagérant des propriétés intrinsèques.

(*A suivre.*)